



**University of
Zurich**^{UZH}

**Zurich Open Repository and
Archive**

University of Zurich
University Library
Strickhofstrasse 39
CH-8057 Zurich
www.zora.uzh.ch

Year: 2002

Die Evolution der Körpergrösse und des geschlechtlichen Grössendimorphismus

Blanckenhorn, Wolf U

Posted at the Zurich Open Repository and Archive, University of Zurich

ZORA URL: <https://doi.org/10.5167/uzh-186144>

Journal Article

Published Version

Originally published at:

Blanckenhorn, Wolf U (2002). Die Evolution der Körpergrösse und des geschlechtlichen Grössendimorphismus. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, 147(3):99-106.

Die Evolution der Körpergrösse und des geschlechtlichen Grössendimorphismus

Wolf U. Blanckenhorn, Zürich

Zusammenfassung

Die Körpergrösse ist eines der wichtigsten Merkmale eines Organismus. Sie variiert enorm im Organismenreich, wie auch bei jeder einzelnen Tier- und Pflanzenart. Die Mehrheit der Organismen zeigt geschlechtliche Fortpflanzung, und die meisten Tiere bilden zwei Geschlechter aus. Diese Männchen und Weibchen sind oft unterschiedlich gross. Bei einigen Tiergruppen sind die Männchen grösser (z. B. Säuger), bei anderen die Weibchen (z. B. Spinnen), wiederum bei anderen sind beide Geschlechter etwa gleich gross (z. B. Vögel). Zu Beginn wird kurz DARWIN's Prinzip der natürlichen Selektion erklärt, (neben dem Zufall) einer der beiden zentralen Mechanismen, die generell die biologische Evolution bedingen. Dann werden die wichtigsten genetischen und ökologischen Faktoren besprochen (Temperatur, Nahrungsangebot, Länge der Vegetationsperiode), die die Körpergrösse einer Art beeinflussen. Danach werden einige zentrale evolutionsbiologische Grundregeln vorgestellt (Bergmann-Regel; Rensch's Regel), die sich mit der Körpergrösse beschäftigen. Abschliessend wird auf die Ursachen der Grössenunterschiede von Männchen und Weibchen eingegangen. Ein geschlechtlicher Grössendimorphismus resultiert dann, wenn die Vor- und Nachteile der Grösse bei Männchen und Weibchen zu einem unterschiedlichen evolutionären Gleichgewicht führen.

The evolution of body size and sexual size dimorphism

Body size is one of the most important quantitative traits under evolutionary scrutiny and varies tremendously among and within organisms. The majority of animals has two sexes, and females and males often differ in size (sexual size dimorphism: SSD). The concept of natural selection is introduced first, one of the two mechanisms promoting evolutionary change. Then the main genetic and ecological factors (temperature, food availability, season length) influencing body size within and among species are discussed. Several classic evolutionary «rules» relating to body size (e.g. Bergmann's rule, Rensch's rule), the causes of some of which are disputed or unclear, are presented next. Finally, the evolutionary causes of SSD are discussed. SSD is believed to be the net evolutionary result of sex-specific selection pressures – sexual selection in males, fecundity selection in females, and viability selection in both sexes – within the limits set by phylogenetic, genetic, developmental and physiological constraints.

Key words: Grösse – natürliche Selektion – Ökologie – quantitative Genetik – Paarungsverhalten – Pflanzen – sexuelle Selektion – Tiere – Wachstum

1 EINLEITUNG

Die Körpergrösse ist eines der wichtigsten und auffälligsten Merkmale eines Organismus. Von den kleinsten Mikroorganismen zu den grössten Wirbeltieren zeigt sich eine enorme Spannweite von Grössen in der Natur. Die Körpergrösse einer jeden Tier- und Pflanzenart variiert ebenfalls beträcht-

lich, und bei getrennt-geschlechtlichen Organismen sind Männchen und Weibchen häufig unterschiedlich gross. Warum ist dies so? In diesem Artikel werden die wichtigsten biologischen Faktoren diskutiert, die die Evolution der Körpergrösse und des geschlechtlichen Körpergrössendimorphismus (KGD) beeinflussen.

Die Grössenunterschiede zwischen Organismen sind zu Beginn schnell abgehandelt, denn auf diese Frage lassen sich kaum generelle Antworten geben. Danach werden die wichtigsten ökologischen, genetischen und physiologischen Faktoren vorgestellt, die die Körpergrösse einer jeden Art beeinflussen. Dann werden einige zentrale evolutionsbiologische Grundregeln diskutiert, die sich mit der Körpergrösse beschäftigen. Abschliessend wird auf die Körpergrössenunterschiede von Männchen und Weibchen eingegangen. Zuvor werden jedoch noch die beiden zentralen *Hypothesen* eingeführt, die generell zur Erklärung der biologischen Evolution herangezogen werden: auf der einen Seite DARWIN's (1859, 1871) Prinzip der natürlichen Selektion, die zentrale Arbeitshypothese vieler Evolutionsbiologen und eine der grossen wissenschaftlichen Revolutionen überhaupt; auf der anderen Seite den Zufall, die generelle *Null-Hypothese*. (Eine Hypothese ist eine wissenschaftliche Vermutung, die es empirisch zu belegen oder verwerfen gilt.)

2 URSACHEN DER BIOLOGISCHEN EVOLUTION

Biologische Evolution lässt sich definieren als **jede genetische Änderung biologischer Merkmale über Generationen hinweg**. Dies setzt mindestens zwei Dinge voraus: die Erbllichkeit und die Variabilität des Merkmals (in unserem Falle beispielsweise die Körpergrösse). Merkmale, welche nicht von Genen beeinflusst sind, können (im biologischen Sinne) nicht evolvieren. Auch können Merkmale, die zwar erblich sind, aber nicht variieren, wie z. B. die Anzahl Augen oder Hände beim Menschen, nicht oder nur schwerlich evolvieren. Diese beiden Voraussetzungen sind notwendig und hinreichend für eine zufällige Evolution (die Null-Hypothese), dann nämlich, wenn nur eine (zufällige) Auswahl der Gene, die z. B. die Augenfärbung der Taufliege *Drosophila melanogaster* bedingen, an die nächste Generation weitergegeben werden. Die Zusammensetzung der Population bezüglich der Augenfärbung wird sich dann von Generation zu Generation verändern. Dies ist ein ungerichteter Prozess, die sogenannte *genetische Drift*. Die alternative Evolutionsursache entsteht durch natürliche Selektion, ein gerichteter (jedoch nicht *zielgerichteter*, d. h. teleologischer) Prozess. Natürliche Selektion setzt zusätzlich voraus, dass bestimmte, genetisch bedingte Merkmale (z. B. wieder die Augenfärbung) nicht zufällig, sondern, durch eine bestimmte Selektionsursache wie selektive Paarung oder selektiven Frass durch Fressfeinde, bevorzugt weitergegeben werden. Dadurch wird sich die Zusammensetzung der Population bezüglich der Augenfärbung von Generation zu Generation

systematisch (d. h. nicht zufällig) erhöhen oder erniedrigen. Es ist eine zentrale Aufgabe der organismischen Biologie, diese beiden Evolutionsursachen zu dokumentieren und zu unterscheiden.

3 ZWISCHENARTLICHE KÖRPERGRÖSSEN-UNTERSCHIEDE

Warum unterscheiden sich nun Organismen in ihrer Körpergrösse? Umgekehrt gefragt: Warum sind Organismen nicht alle etwa gleich gross? Eine einfache Antwort ist, dass dies schon aufgrund des Zufalls nicht zu erwarten ist! Denn eine gewisse Zufallsvariabilität unterliegt jedem biologischen Merkmal. Doch auch die natürliche Selektion sollte dazu führen, dass unterschiedliche Organismen verschiedene Grössen haben. Ökologen sagen dazu, dass unterschiedliche Organismen bezüglich ihrer Grösse verschiedene *ökologische Nischen* besetzen. Dieses generelle Konzept geht davon aus, dass mehrere Arten nicht genau die gleiche ökologische Nische besetzen können, da sie sonst maximal um die selben Ressourcen (Nahrung, Brutplätze, Schutzraum usw.) konkurrieren müssten. Bezogen auf die Körpergrösse sollte die natürliche Selektion daher dazu führen, dass unterschiedliche Arten verschiedene Grössen evolvieren, um diese zwischenartliche Konkurrenz zu minimieren. Ist ein Merkmal nachweislich durch natürliche Selektion evolviert, spricht man von einer *Anpassung* oder einem *adaptiven* Merkmal. Mehr kann und soll hier zu dieser Frage nicht gesagt werden.

4 INNERARTLICHE VARIABILITÄT DER KÖRPERGRÖSSE

Spricht man von der Körpergrösse einer Art, so meint man damit in der Regel die (durchschnittliche) Grösse eines erwachsenen (adulten) Individuums. Natürlich werden während der Entwicklung alle darunter liegenden Grössenstadien ebenfalls durchlaufen. Allerdings gibt es Organismen mit sog. nicht determiniertem Wachstum, welche nie aufhören zu wachsen, auch wenn die Wachstumsrate mit dem Alter stark abnimmt (sog. asymptotisches Wachstum). Dazu gehören z. B. Fische, Reptilien, Würmer, Stachelhäuter (Seeigel, Seesterne und Verwandte) und die meisten Pflanzen. Denen gegenüber stehen Organismen mit determiniertem Wachstum wie Säugetiere, Vögel und Insekten. Bei der zweiten Gruppe ist die Körpergrösse leichter zu bestimmen als bei der ersten.

Wie die Mehrzahl der ökologisch wichtigen Verhaltens- und Lebenszyklus-Merkmale von Organismen (Brutverhal-

ten, Gelegegrösse, Lebensdauer, Entwicklungszeit usw.), wird die Körpergrösse von vielen Genen gleichzeitig beeinflusst. Die Erblichkeit solcher *polygener* Merkmale lässt sich mit Hilfe komplexer statistischer Verfahren der quantitativen Genetik über Verwandtenvergleiche bestimmen (siehe z. B. FALCONER, 1989). Die Körpergrösse hat eine genetische und eine Umwelt-Komponente. Formal lässt sich die gesamte innerartliche Variabilität in der Ausprägung der Körpergrösse, dem sog. *Phänotyp*, V_P , als die Summe aller genetischen, V_G , und umweltbedingten, V_U , Einflüsse darstellen: $V_P = V_G + V_U$. D. h. ein Individuum ist dann gross, wenn es grosse Eltern hat (die erbliche Komponente) und/oder wenn es etwa gut ernährt wurde (eine Umweltkomponente). Die Erblichkeit oder Heritabilität, h^2 , der Körpergrösse ist dann einfach der prozentuale Anteil der genetischen an der gesamten phänotypischen Variabilität: $h^2 = V_G / V_P$. Die Erblichkeit der Körpergrösse schwankt im Organismenreich, ist jedoch im Mittel 30–40% (MOUSSEAU und ROFF, 1987). Aufgrund dieser relativ hohen erblichen Komponente kann sich die Körpergrösse potentiell relativ schnell evolutiv verändern, sofern der entsprechende Selektionsdruck herrscht (s. u.).

Trotz erheblicher genetischer Einflüsse ist der Hauptanteil der phänotypischen Variabilität in der Körpergrösse umweltbedingt. Als die wichtigsten diese Variation bedingenden Umweltfaktoren seien hier Nahrung, Temperatur und die Länge der Vegetationsperiode beispielhaft besprochen. Die Einflüsse dieser Umweltfaktoren sind derart systematisch, dass von ihnen zum Teil evolutionäre oder ökologische Regeln abgeleitet wurden.

Der Einfluss schlechter Ernährungsbedingungen auf die Körpergrösse von Organismen ist einfach zu zeigen und intuitiv. Bei nahezu allen Organismen führt schlechte Ernährung zu kümmerlichem, langsamem Wachstum, kleiner Körpergrösse und hoher Sterblichkeit, wie Abb. 1 am Beispiel von nordamerikanischen Wasserläufern illustriert.

Die Temperatur hat ähnlich systematische Effekte auf die Körpergrösse. Zieht man z. B. zwei Fliegenarten im Labor bei unterschiedlichen Temperaturen auf, so findet man, dass die Tiere sich bei wärmeren Temperaturen viel schneller entwickeln, aber am Ende kleiner sind (Abb. 2). Schon früh hatte BERGMANN (1847) erkannt, dass gleichwarme Tiere (Vögel und Säuger) grösser werden, wenn man sich den Polen nähert. (Man vergleiche beispielhaft die Grösse der Galapagospinguine und der Königspinguine vom Südpol im Zürcher Zoo.) Die von ihm vorgeschlagene Ursache war physiologischer Natur: Grosse Tiere haben ein günstigeres Körperoberfläche/Körpervolumen-Verhältnis, was ihnen die Erhaltung der Körperwärme in kalten Klimaten erleichtert. Wäh-

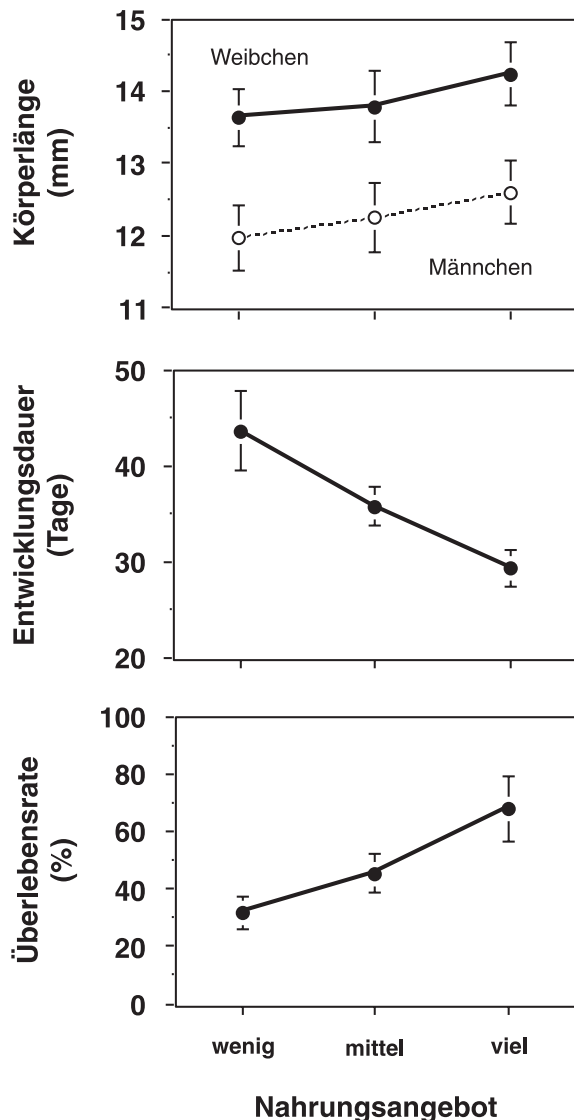


Abb. 1. Körperlänge, Entwicklungsdauer und Überlebensrate nordamerikanischer Wasserläufer (*Aquarius remigis*; Insekta: Heteroptera: Gerridae), die im Freiland bei schlechtem, mittlerem und gutem Nahrungsangebot (tote Kleininsekten) aufgezogen wurden. Bei reichlich Nahrung aufgezogene Tiere werden grösser, entwickeln sich schneller und haben eine höhere Überlebensrate (nach BLANCKENHORN, 1994).

Fig. 1. Body length, development time and survivorship of North American water striders (*Aquarius remigis*) in the field at low, medium and high food availability. When food is plentiful, animals grow larger, more quickly and survive better.

rend es allerdings bezüglich gleichwarmen Tieren mittlerweile doch auch sehr viele abweichende Beispiele gibt, die die Generalität der Bergmann-Regel in Frage stellen, hat man Mitte des 20. Jahrhunderts entdeckt, dass die Regel offenbar auch für die grosse Mehrzahl (etwa 90%) der wechsel-

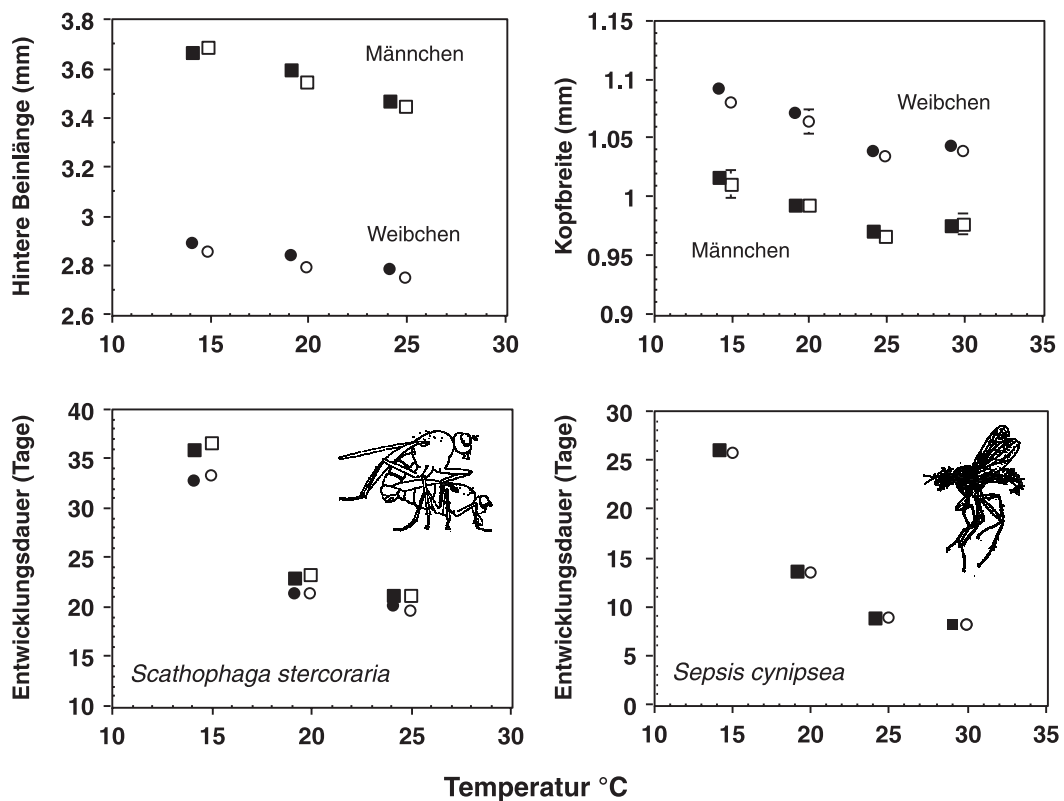


Abb. 2. Illustration der auf Wechselwärme erweiterten Bergmann-Regel am Beispiel von je zwei Populationen der grossen gelben Dungfliege *Scathophaga stercoraria* (links) und der Schwingfliege *Sepsis cynipsea* (rechts). Bei höheren Temperaturen im Labor entwickeln sich Männchen und Weibchen schneller, werden jedoch kleiner (nach BLANCKENHORN, 1997).

Fig. 2. The extended Bergmann rule as illustrated by two populations each of the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (left) and the black scavenger fly *Sepsis cynipsea* (right). At higher laboratory temperatures flies develop faster but become smaller.

warmen Organismen gilt (die «erweiterte Bergmann-Regel»: RAY, 1960; ATKINSON, 1994). Der von BERGMANN vorgeschlagene Mechanismus der Wärmeerhaltung kann hier kaum ursächlich sein. Dieses Phänomen bleibt nach wie vor ungeklärt, wobei man sich streitet, ob es eine (nicht-adaptive) Konsequenz physiologischer Gesetzmässigkeiten oder eine generelle Anpassung ist.

In einigen wenigen Fällen lässt sich bei Wechselwarmen jedoch auch die «umgekehrte Bergmann-Regel» beobachten: Die Tiere werden in Richtung der Pole kleiner (Abb. 3). Im Gegensatz zur Bergmann-Regel, welche ein reiner Temperatureffekt ist, kennt man die Ursache für dieses Phänomen. Für Organismen, die eine sehr lange Entwicklung durchlaufen müssen, um das Adultstadium zu erreichen, kann die Länge (bzw. Kürze) der Vegetationsperiode beschränkend wirken. Eine mögliche Anpassung an eine kürzere Vegetationsperiode ist eine verkürzte Entwicklung, welche eine kleinere Körpergrösse nach sich zieht, da das Tier nicht genug Zeit zur Verfügung hat, gross zu werden. Dies

lässt sich anhand mathematischer Modelle gut vorhersagen (ROFF, 1980).

5 VARIABILITÄT IM GESCHLECHTLICHEN KÖRPERGRÖSSEN-DIMORPHISMUS (KGD)

Die grosse Mehrheit aller Organismen pflanzt sich, zumindest zeitweise, geschlechtlich fort. Warum die geschlechtliche Fortpflanzung so häufig ist (bzw. die ungeschlechtliche so selten), ist eines der grossen Rätsel der Biologie (vgl. SCHMID-HEMPEL, 2002). Die meisten Pflanzen sind zwittrig, d. h. sie tragen gleichzeitig männliche und weibliche Fortpflanzungsorgane. Bei Tieren kommt dies auch vor (z. B. bei Schnecken oder Würmern), doch bilden sie meist zwei Geschlechter aus. Diese Männchen und Weibchen sind oft unterschiedlich gross. Es lassen sich gewisse Muster erkennen. Bei einigen Tiergruppen sind die Männchen grösser (z. B. Säuger), bei anderen die Weibchen (z. B. Spinnen), wiederum bei anderen sind beide Geschlechter

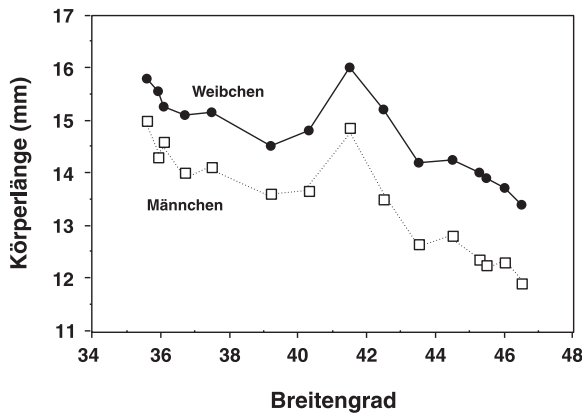


Abb. 3. Abhängigkeit der Körperlänge vom Breitengrad bei im Freiland gefangenen Wasserläufern (*Aquarius remigis*). Die Körperlänge nimmt gegen Norden hin ab, bedingt durch die Verkürzung der Vegetationsperiode («umgekehrte Bergmann-Regel»). Der von ROFF's (1980) theoretischen Arbeiten vorhergesagte Knick markiert den Übergang von einer Generation zu zwei Generationen pro Jahr (nach BRENNAN & FAIRBAIRN, 1995).

Fig. 3. Body length of field-caught water striders (*Aquarius remigis*) as a function of latitude. The insects become smaller towards the north (the «converse Bergmann rule»). The sawtooth cline is predicted by theoretical models (ROFF, 1980) due to a change from one to two generations when the season is sufficiently long.

etwa gleich gross (z. B. Vögel). Andererseits tritt bei zahlreichen nah verwandten Tiergruppen das gesamte Spektrum des KGD auf (vgl. Abb. 7). Was sind die Ursachen dieser Variabilität?

Abb. 4 fasst zusammen, wie man sich aufgrund theoretischer Überlegungen die Entstehung des KGD bei einer getrennt-geschlechtlichen Tierart vorstellt. In einem Satz formuliert resultiert ein KGD dann, wenn die Vor- und Nachteile der Grösse bei Männchen und Weibchen zu einem unterschiedlichen evolutionären Gleichgewicht führen. In Abb. 4 symbolisieren die Pfeile die Selektionsdrücke bezüglich der drei wichtigsten Komponenten des individuellen Reproduktionserfolgs (der individuellen Darwin'schen *Fitness*). Grössere Weibchen einer Art produzieren in der Regel mehr (bei kleinen, wechselwarmen Tieren mit hohen Reproduktionsraten; Abb. 5) oder zumindest qualitativ bessere Nachkommen (bei grossen, gleichwarmen Tieren mit niedrigen Reproduktionsraten wie z. B. Hirschen). Weil die Körpergrösse eine erbliche Komponente hat (s. o.), werden durch diese *Fertilitätsselektion* (FS) relativ mehr «gross-machende» Gene in der nächsten Generation repräsentiert sein. Die Weibchen sollten daher im Laufe der Generationen grösser werden. Bei den Männchen hat die *sexuelle Selektion* (SexS) den gleichen Effekt. Grosse Männchen haben in der Regel mehr Paarungspartnerinnen, entweder weil Weibchen grössere Männchen

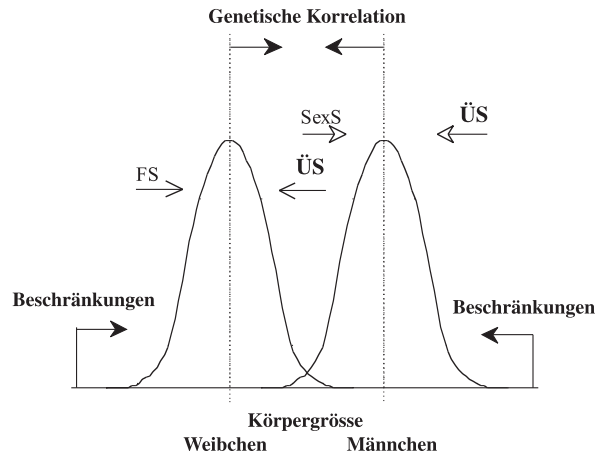


Abb. 4. Illustration der wichtigsten die Evolution des geschlechtlichen Grössendimorphismus (KGD) beeinflussenden Faktoren anhand einer fiktiven Tierart mit grösseren Männchen. Grössere Weibchen haben einen Fertilitätsvorteil (Fertilitätsselektion: FS) und grössere Männchen einen Paarungsvorteil (sexuelle Selektion: SexS). Da die Körpergrösse eine erbliche Komponente hat, sollten beide Geschlechter im Laufe der Generationen grösser werden, jedoch nicht völlig unabhängig voneinander, da die Grösse von Männchen und Weibchen genetisch korreliert ist. Entgegengesetzte Überlebens-Nachteile grosser Tiere (Überlebensselektion ÜS) sollten gegenselektieren. Innerhalb bestimmter Beschränkungen resultiert ein KGD dann, wenn die Vor- und Nachteile der Grösse bei Männchen und Weibchen zu einem unterschiedlichen evolutionären Gleichgewicht führen (nach BLANCKENHORN, 2000).

Fig. 4. The main factors affecting the evolution of sexual size dimorphism. Body size distributions for a species with larger males are depicted. Larger females enjoy a fecundity selection (FS) advantage, and large males a sexual selection advantage (SexS). As body size is typically heritable, both sexes should become larger over evolutionary time. This size evolution is not independent, because body sizes of males and females are genetically correlated. Counteracting viability selection (ÜS) is expected but rarely documented. Within the limits set by phylogenetic, genetic, developmental and physiological constraints, these three selective pressures are thought to equilibrate differently in the sexes, producing the size dimorphism observed in any particular species.

bevorzugen (vgl. WARD, 2002), oder weil grössere Männchen sich im Kampf um Weibchen gegen ihre kleineren Konkurrenten eher durchsetzen (ANDERSSON, 1994; Abb. 6). Die Evolution von Weibchen und Männchen verläuft jedoch nicht unabhängig, denn ihre Körpergrössen sind genetisch korreliert: Grosse Mütter haben nicht nur grosse Töchter, sondern auch grosse Söhne, und das gleiche gilt natürlich für die Väter.

Welches sind nun die Nachteile der Körpergrösse, die diese Grössenevolution aufhalten? Man stellt sich vor, dass es entgegengerichtete *Überlebensselektion* (ÜS) ist (Abb. 4). Dafür gibt es zahlreiche theoretische, zum Teil physiologisch begründete Argumente. Ein Hauptargument ist, dass ein Or-

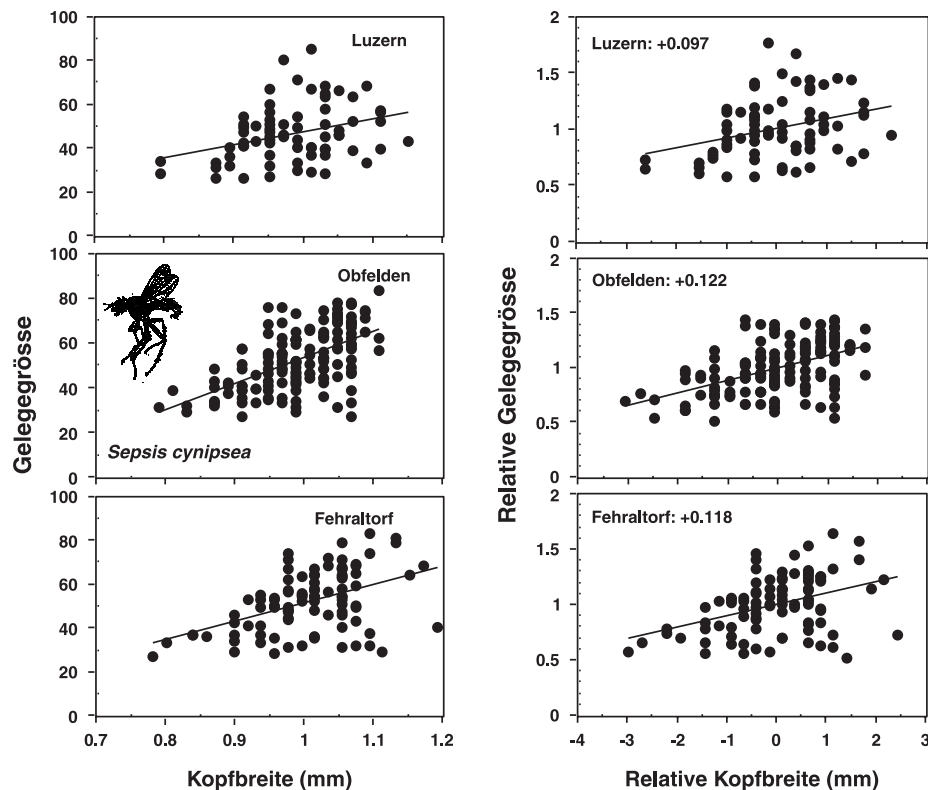


Abb. 5. Abhängigkeit der weiblichen Gelegegrösse von der Körpergrösse bei drei verschiedenen Populationen der Schwingfliege *Sepsis cynipsea*. Links sind die Rohdaten und rechts die standardisierten Daten gezeigt. Die Zahlen in den rechten Grafiken geben die Steigung der Geraden an und sind die standardisierte und vergleichbare Intensität der Fertilitätsselektion auf die weibliche Körpergrösse (nach BLANCKENHORN et al., 1999). Der Grössenvorteil ist in der Luzerner Population am geringsten.

Fig. 5. Relationship of female clutch size and body size in three populations of the black scavenger fly *Sepsis cynipsea*. The raw data are shown on the left, and the standardized data on the right. The numbers on the right give the standardized fecundity selection intensities on female body size. Selection is least intense in the Luzern population.

ganismus eine längere Entwicklung durchlaufen muss, um grösser zu werden. Doch je länger man in einer Welt voller Fressfeinde und anderer Gefahren benötigt, das Reproduktionsstadium zu erreichen, je geringer ist die Wahrscheinlichkeit, dass man es erreicht. Alternativ kann man grösser werden, indem man schneller wächst, was folglich nicht länger braucht. Aber auch das hat Nachteile. Schnelleres Wachstum erfordert schnellere Nahrungsaufnahme, was Tiere wiederum auffälliger gegenüber Fressfeinden macht oder ganz generell deren physiologischen Stress erhöht. Sowohl längeres als auch schnelleres Wachstum führen daher erwartungsgemäss zu höherer Sterblichkeit. Es gibt darüber hinaus auch potentielle Nachteile der Grösse im Adultstadium. Grosse Tiere brauchen insgesamt mehr Nahrung, um ihre Körperfunktionen zu erhalten, was in einer nahrungslimitierten Umwelt ihre Sterblichkeit erhöhen sollte. Auch gelten grosse Individuen als auffälliger, nahrhafter und (im Flug wie im Lauf) schwerfälliger; sie sollten daher, trotz ihrer wo-

möglich grösseren Kraft, eher von Fressfeinden entdeckt und gefressen werden. Doch die empirischen (d. h. durch Forschung belegten) Hinweise für all diese Selektionsmechanismen sind bei vielen Tierarten äusserst dürftig (BLANCKENHORN, 2000). Ein gut dokumentiertes Beispiel hierfür ist die Evolution der Körpergrösse der Darwin-Finken auf Galapagos in Abhängigkeit der «El niño» genannten und sich auf das Nahrungsangebot auswirkenden Änderung der Meerestemperatur (GRANT, 1986).

Die in Abb. 4 durch Pfeile dargestellten Selektionsdrücke lassen sich empirisch im Freiland oder auch experimentell im Labor erfassen und mittels statistischer Verfahren standardisieren, so dass man sie direkt miteinander vergleichen kann. Man kann daher im Prinzip die theoretische Erwartung eines Gleichgewichtes der Vor- und Nachteile der Grösse quantitativ testen. Bei den beiden in Abb. 5–7 dargestellten Fliegenarten liessen sich jedoch bislang zwar die erwarteten Grössenvorteile, jedoch kaum Nachteile finden. Insbesondere

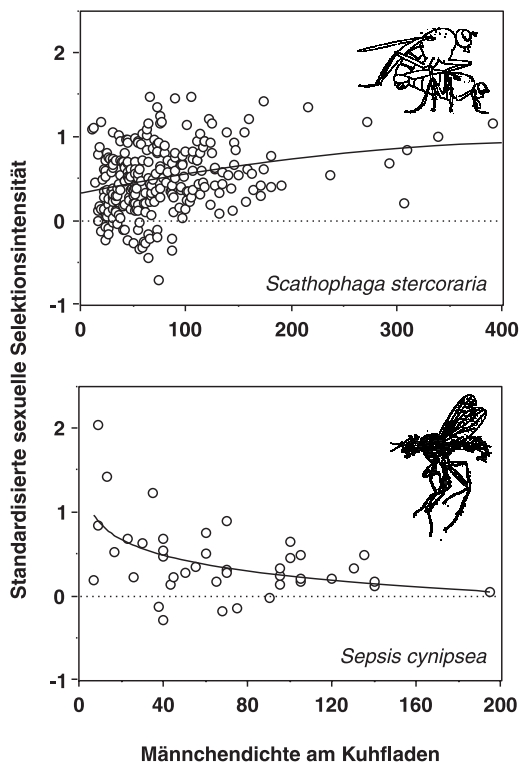


Abb. 6. Standardisierte Intensität der sexuellen Selektion auf die Männchengrösse bei der gelben Dungfliege *Scathophaga stercoraria* und der Schwingfliege *Sepsis cynipsea* in Abhängigkeit der Konkurrenzichte am Kuhfladen (ein Punkt pro Fladen). Bei Punkten oberhalb der Nulllinie waren die gepaarten Männchen am Fladen durchschnittlich grösser als die ungepaarten; das umgekehrte gilt für Punkte unterhalb der Nulllinie. Die Intensität der sexuellen Selektion variiert bei beiden Arten stark saisonal, doch gesamthaft haben grössere Männchen einen Paarungsvorteil (Regressionslinien; nach BLANCKENHORN et al., 1999; JANN et al., 2000). Bei *S. stercoraria* nimmt die sexuelle Selektion mit der Konkurrenzichte zu, bei *S. cynipsea* ab.

Fig. 6. Standardized sexual selection intensities on male body size in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* and the black scavenger fly *Sepsis cynipsea* as a function of competitor density at the dung pat (one data point per pat). Points above the zero line indicate paired males are on average larger than unpaired males, and vice versa for points below the line. Sexual selection intensity varies greatly throughout the season, but on average larger males have a mating advantage (regression line). In *S. stercoraria* sexual selection intensity increase with competitor density, whereas it decreases in *S. cynipsea*.

zeigt sich, dass sowohl bei der gelben Dungfliege *Scathophaga stercoraria* (Insecta: Diptera: Scathophagidae) als auch bei der Schwingfliege *Sepsis cynipsea* (Insecta: Diptera: Sepsidae) die grössere Männchen bevorteilende sexuelle Selektion im Durchschnitt stärker ist als die grössere Weibchen bevorteilende Fertilitäts Selektion. Man konnte daher bislang die in Abb. 4 dargestellte theoretische Modellvorstel-

lung nicht empirisch bestätigen, und so ist es aufgrund der derzeitig messbaren Selektionsdrücke nicht zu verstehen, warum bei der gelben Dungfliege die Männchen und bei der Schwingfliege die Weibchen grösser sind.

Es ist bei vielen Tierarten so, dass v. a. die grössere Männchen bevorteilende sexuelle Selektion auffällig stark und ausgeprägt, aber auch sehr variabel ist (ANDERSSON, 1994; BLANCKENHORN, 2000). Dies hat einige Forschende dazu bewogen, in der sexuellen Selektion auf Männchen die treibende Kraft der Evolution des KGD zu sehen (FAIRBAIRN, 1997). Dies könnte zudem auch Rensch's Regel erklären, eine weitere dieser mit der Körpergrösse zusammenhängenden biologischen Regeln. RENSCH hat 1950 durch vergleichende Untersuchungen an so diversen Tiergruppen wie Vögeln, Säugern und Insekten entdeckt, dass der KGD mit zunehmender Grösse einer Tierart mehr und mehr in Richtung grössere Männchen verschoben ist. Er hat aber keine Begründung dafür liefern können. Anders formuliert bedeutet RENSCH's Regel, dass nah-verwandte Arten sich in der Männchengrösse stärker unterscheiden als in der Weibchengrösse, was wiederum bedeuten könnte, dass die Männchengrösse schneller evoluiert als die Weibchengrösse (Abb. 7). Die Hypothese, dass dieses Muster durch sexuelle Selektion entsteht, kann man direkt testen: Die Intensität der grössere Männchen bevorteilenden sexuellen Selektion sollte mit der durchschnittlichen Grösse der Tierart steigen (FAIRBAIRN, 1997). Bis dies bei diversen Tiergruppen hinreichend gezeigt ist, muss RENSCH's Regel allerdings eine ungeklärte phylogenetische Rahmenbedingung bleiben (*Phylogenie*: die Klassifizierung der Organismen aufgrund ihrer evolutionären Verwandtschaftsbeziehungen; HENNIG, 1950).

6 SCHLUSSBEMERKUNG

Dieser Artikel sollte in aller Kürze einen generellen Überblick über die die Evolution der Körpergrösse und des geschlechtlichen Körpergrössendimorphismus beeinflussenden Faktoren geben. Dies muss notwendigerweise allerhand Details vermissen lassen, die man jedoch in der angegebenen Literatur vertiefen kann. Insbesondere sollte klar geworden sein, dass sich die Argumentation hauptsächlich auf der Ebene der funktionellen (*ultimaten*) Anpassungen ganzer Organismen bewegt hat. Die dem Wachstum, der Entwicklung und Geschlechtsbestimmung unterliegenden physiologischen, zellulären und entwicklungsgenetischen (*proximaten*) Mechanismen wurden dagegen weitgehend ausser Acht gelassen. Auch diese Aspekte werden intensiv an der Universität Zürich erforscht.

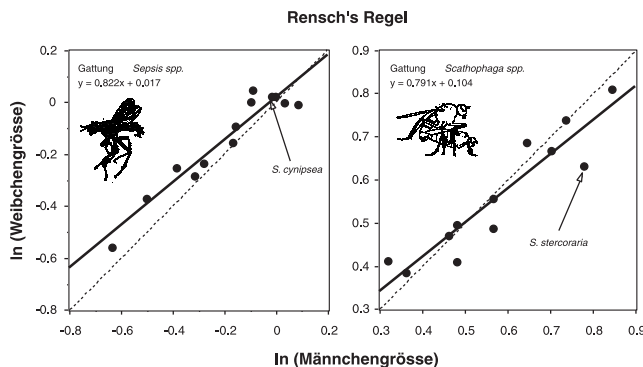


Abb. 7. Illustration von RENSCH's Regel im Vergleich von je 13 Fliegenarten der Gattungen *Scathophaga* und *Sepsis*. Der Logarithmus der durchschnittlichen Weibchengrösse jeder Art ist gegen den Logarithmus der durchschnittlichen Männchengrösse aufgetragen. Bei Arten mit grösseren Weibchen liegen die Punkte oberhalb, bei solchen mit grösseren Männchen unterhalb der gestrichelten Winkelhalbierenden. Die Steigung der alle Punkte verbindenden Regressionslinie ist für beide Artengruppen geringer als eins (siehe Gleichungen). Dies bedeutet, dass die Arten sich in der Männchengrösse stärker unterscheiden als in der Weibchengrösse.

Fig. 7. Illustration of RENSCH's rule when comparing 13 species each of the two fly genera *Scathophaga* and *Sepsis*. The logarithm of the average female size is plotted against the logarithm of the average male size. Species with larger females fall above and species with larger males fall below the hatched main diagonal. For both species groups the slopes of the regression lines through all points are less than one (see equations), meaning that male size diverges more (or faster) than female size.

Es sollte klar geworden sein, dass es in der Biologie noch viele, zum Teil bereits recht lang bekannte Phänomene gibt, die es noch zu erklären gilt. Auch sollte dieser Artikel einen kleinen Einblick in die Denk- und Herangehensweise organismischer Biologen vermittelt haben. Es ist die Suche nach allgemeingültigen Erklärungen biologischer Gesetzmässigkeiten, vor allem jedoch das Verständnis der enormen, faszinierenden Diversität der Organismen auf dieser Welt, was biologische Forschung so interessant macht.

7 VERDANKUNGEN

Dieser Artikel ergab sich aus der Ringvorlesung Koevolution im Sommer 2001 an der Volkshochschule Zürich. Ich danke v. a. Eric Kubli für seine Koordinationsarbeit sowie der Naturforschenden Gesellschaft Zürich für die Möglichkeit zur Publikation dieses Artikels.

8 LITERATUR

- ANDERSSON, M. 1994. Sexual Selection. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 599 pp.
- ATKINSON, D. 1994. Temperature and organism size – A biological law for ectotherms? – Adv. Ecol. Res. 25, 1–58.
- BERGMANN, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. – Göttinger Studien 1, 595–708.
- BLANCKENHORN, W.U. 1994. Fitness consequences of alternative life histories in water striders, *Aquarius remigis*. – Oecol. 97, 354–365.
- BLANCKENHORN, W.U. 1997. Altitudinal life history variation in the dung flies *Scathophaga stercoraria* and *Sepsis cynipsea*. – Oecol. 109, 342–352.
- BLANCKENHORN, W.U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? – Quart. Rev. Biol. 75, 385–407.
- BLANCKENHORN, W.U., MORF, C., MÜHLHÄUSER, S. & REUSCH, T. 1999. Spatio-temporal selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. – J. Evol. Biol. 12, 563–576.
- BRENNAN, J.M. & FAIRBAIRN, D.J. 1995. Clinal variation in morphology among eastern populations of the waterstrider *Aquarius remigis*. – Biol. J. Linn. Soc. 54, 151–171.
- DARWIN, C. 1859. On the Origin of Species. – Penguin, Harmondsworth, Middlesex (Nachdruck). 477 pp.
- DARWIN, C. 1871. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. – Princeton University Press, Princeton New Jersey (Nachdruck). 475 pp.
- FAIRBAIRN, D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 28, 659–687.
- FALCONER, D.S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics, 3rd ed. – Longman Scientific & Technical, Essex, England. 438 pp.
- GRANT, P.R. 1986. Ecology and Evolution of Darwin's Finches. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 458 pp.
- HENNIG, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Deutscher Centralverlag, Berlin. 370 pp.
- JANN, P., BLANCKENHORN, W.U. & WARD, P.I. 2000. Temporal and microspatial variation in the intensities of natural and sexual selection in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*. – J. evol. Biol. 13, 927–938.
- MOUSSEAU, T.A. & ROFF, D.A. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. – Hered. 59, 181–197.
- RAY, C. 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. – J. Morphol. 106, 85–108.
- ROFF, D.A. 1980. Optimizing development time in a seasonal environment: the «ups and downs» of clinal variation. – Oecol. 45, 202–208.
- SCHMID-HEMPEL, P. 2002. Koevolution und die Rote Königin. – Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich 147 (3), 107–114.
- WARD, P.I. 2002. Ko-Evolution der Geschlechter. – Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich 147 (3), 93–97.